

Донная фауна бухты Круглая (Чёрное море, Крым). Сообщение IV. Многолетние изменения

Ревков Н. К., Болтачева Н. А.

Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
nrevkov@yandex.ru, nboltacheva@mail.ru

Бухта Круглая, располагающаяся в черте города Севастополя, имеет основной исторически сложившийся профиль использования в качестве зоны рекреации и пляжного отдыха населения. Это обуславливает необходимость контроля состояния экологических ресурсов самой бухты и тенденций их изменения, которые могут быть следствием действия как локальных, так и региональных (крупномасштабных) факторов. Последнее важно знать для принятия соответствующих мер природоохранного характера. Имеющиеся в литературе данные, указывают на то, что экологический кризис черноморского бассейна, связанный с его гиперэвтрофированием (нарушением продукциино-деструкционного баланса в сторону накопления органического вещества), на рубеже 1980–1990-х годов определил увеличение биомассы зообентоса у берегов Крыма за счёт развития отдельных групп фильтраторов-сестенофагов. Был ли зарегистрирован и в бухте Круглая аналогичный ответ зообентоса на крупномасштабный процесс гиперэвтрофирования Чёрного моря во второй половине XX века, и если да, то каковы его особенности? На эти вопросы мы попытались ответить в предлагаемой работе. Её целью стали анализ структуры и многолетних изменений макрообентоса бухты Круглая по результатам бентосных съёмок 1990, 2004 и 2013 годов, а также с привлечением более ранних литературных источников. Полученные результаты указывают на то, что наиболее высокие показатели биомассы макрообентоса бухты были отмечены в 1990 году ($151,9 \pm 58,58 \text{ г/м}^2$). Во все периоды исследования в макрообентосе присутствовало псаммофильное сообщество с доминированием двустворчатого моллюска *Chamelea gallina*, однако его состав и структура претерпевали изменения; общими для трех основных периодов исследования (1990, 2004 и 2013 годы) в сообществе *Ch. gallina* были 31 вид и надвидовой таксон, а уровень межгодового сходства состава макрофaуны не превышал 25 %. Наиболее высокая биомасса сообщества и степень доминирования в нем *Ch. gallina* были отмечены в 1990 году – $136,9 \text{ г/м}^2$ и 92 % соответственно. В 2004 и 2013 годы аналогичные параметры были существенно ниже – 22 г/м^2 , 57 % и $22,5 \text{ г/м}^2$, 55 % соответственно. Добавление к имеющемуся ряду наблюдений данных периода 1973–1989 годов показало, что в конце 1980-х – начале 1990-х годов в бухте Круглая наблюдалась вспышка количественного развития макрообентоса, связанным с ответной реакцией на органическое обогащение акватории, что соответствует аналогичным процессам в этот период на других участках крымского побережья Чёрного моря. Как и у открытых берегов Крыма, основным эволюционющим видом, определившим увеличение общей биомассы макрообентоса в указанный период, оказался псаммофильный фильтратор-сестенофаг *Ch. gallina*. Начиная с конца 1990-х годов отмечена квазистабилизация основных показателей количественного развития макрообентоса бухты – их возвращение к параметрам докризисного (до 1980-х годов) для черноморской экосистемы периода. В бухте сохраняется комплекс видов, характерных для уникального биотопа так называемого «камфиокусного песка», известного для этой бухты с 1913 года.

Ключевые слова: макрообентос, многолетние изменения, *Chamelea gallina*, Чёрное море.

ВВЕДЕНИЕ

Бухта Круглая располагается в черте города Севастополя и, благодаря естественным ресурсам и сложившейся инфраструктуре, является одной из зон рекреации и пляжного отдыха населения. В связи с этим важной задачей является контроль экологического состояния бухты. Составной частью этой работы является оценка состава и количественного развития донной фауны, являющейся наиболее консервативным элементом экосистемы бухты. Представленная работа является продолжением серии публикаций, в которых были рассмотрены эпифитон макрофитов бухты (Макаров и др., 2022), видовой состав, общие параметры количественного развития (Болтачева и др., 2022) и сезонные изменения донной макрофaуны рыхлых грунтов бухты (Болтачева, Ревков, 2023). В целом полученные результаты указывают на высокий уровень видового богатства и количественного развития макрообентоса бухты в условиях природного (распреснение кутового участка бухты) и

антропогенного (как зоны пляжного отдыха населения) прессов. Было показано, что в 1990, 2004 и 2013 годы бентос рыхлых грунтов бухты был представлен одним из наиболее распространённых в Чёрном море – псаммофильным сообществом с доминированием двустворчатого моллюска *Chamelea gallina* (Linnaeus, 1758). В этом сообществе у открытых берегов Крыма для периода 1980–1990-х годов было отмечено значительное повышение биомассы зообентоса, связанное с массовым развитием двустворчатых моллюсков (Ревков, 2011; Бондарев, 2013; Ревков и др., 2014). Предполагалось, что это явление было следствием высокого уровня эвтрофирования вод Чёрного моря, связанного со смещением продукционно-деструкционного баланса в сторону накопления органического вещества, что в итоге определило массовое развитие моллюсков-сестонофагов – потребителей этого органического вещества. Более детальный анализ показал, что наблюдаемое на пике эвтрофирования увеличение биомассы зообентоса происходило за счет массового развития видов-доминантов, в то время как колебания численности более редких или мелких видов двустворчатых моллюсков не являлись определяющими (Ревков, 2003; Болтачева, Заика, 2018). В дальнейшем, в начале 2000-х годов фаза эвтрофикации сменилась периодом деэвтрофикации Чёрного моря (Заика, 2011; Юнев и др., 2019), что привело к снижению биомассы моллюсков-доминантов и, как следствие, зообентоса в целом.

Большинство работ, содержащих анализ реакции зообентоса на эвтрофирование черноморской экосистемы во второй половине 20 века у берегов Крыма, касались его открытого побережья. Для относительно закрытых акваторий бухт и заливов известна лишь одно исследование, посвященное бентосу Севастопольской бухты, где также было показано (Ревков, 2011) значительное повышение биомассы бентоса в 1990-х годах, происходившее, в основном, за счет другого двустворчатого моллюска – *Cerastoderma glaucum* (Bruguière, 1789). Указанное проявление доминирования различных видов на пике эвтрофирования вод – *Chamelea gallina* (открытое побережье) и *Cerastoderma glaucum* (бухта) – по-видимому, было связано исключительно со спецификой их биотической приуроченности: первого – к песчаному биотопу, второго – к илистому.

Цель настоящей работы – оценить многолетнюю динамику макрозообентоса в биотопе рыхлых грунтов бухты Круглая, на фоне уже известных в основном для открытых районов крымского побережья процессов структурных перестроек макрозообентоса, охватывающих более чем 40-летний период наблюдений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены материалы бентосных съемок рыхлых грунтов бухты Круглой в 1990, 2004 и 2013 годы, методическая часть обработки которых описана ранее (Болтачева и др., 2022). Дополнительно использованы материалы сборов 2018 года на десяти станциях в устьевой части бухты на глубине 15 м. Методика сбора и обработки материалов была аналогична таковой в 2004 и 2013 годах.

Выделение относительно однородных пространственно-временных группировок макрозообентоса (биоценотических комплексов) бухты Круглой выполнено с использованием методов многомерной статистики. Для этого, анализировалась исходная матрица данных по станциям, включающая материалы 1990, 2004 и 2013 годов исследования (всего 86 станций). Иерархическая кластеризация и ординация станций (программы CLUSTER и MDS) проведена на трансформированной в степени $1/4$ станционной матрице индексов функционального обилия ($I\Phi O_i$) видов в выражении:

$I\Phi O_i = N_i^{0.25} \times B_i^{0.75}$, где N_i – численность таксона i , экз./м²; B_i – биомасса таксона i , г/м². Использована биомасса двустворчатых моллюсков без учёта мантийной жидкости.

Группирование станций выполнено методом групповых средних на основе корреляции Брэя–Куртиса. Выделение доминирующих (в дальнейшем – руководящих) видов биоценотических комплексов выполнено: 1) по их биомассе, 2) по ИФО, 3) по индексу плотности ($I\pi_i$) в выражении $I\pi_i = I\Phi O_i \times p_i$, где p – встречаемость вида i (0–1) и 4) по вкладу вида во внутристационарное сходство на основе абсолютных значений $I\Phi O_i$ (программа

SIMPER). Использованный *ИП_i* относится к линейке различных модификаций индексов плотности, применяемых в оценке значимости таксонов в рамках выделенных пространственных группировок бентоса (Ревков, Болтачева, 2022).

Фаунистическое сравнение зообентоса бухты в 1990, 2004 и 2013 годы выполнено по коэффициенту сходства Брея-Куртиса на основе станционной матрицы данных, трансформированной по принципу присутствие/отсутствие видов (соответствует коэффициенту сходства Чекановского-Серенсена).

Многомерный анализ данных (программы CLUSTER, MDS и SIMPER) и оценка индексов разнообразия зообентоса (программа DIVERS) проведены в пакете PRIMER-6 (Chatfield, Collins, 1980; Carr, 1997).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По данным бентосных съёмок 1990, 2004 и 2013 годов на рыхлых грунтах бухты Круглая зарегистрировано 173 вида макрозообентоса, при этом в 1990 году отмечено 55, в 2004 году – 142 и в 2013 году – 99 видов. Сопоставление состава донной фауны бухты 1990, 2004 и 2013 годов показало, что общими для трех периодов исследования являются 31 вид. Коэффициент Чекановского-Серенсена для 1990 и 2004 годов равен 0,42, для 1990 и 2013 годов – 0,43, а для 2004 и 2013 годов – 0,57. Полученные коэффициенты сходства фаунистических группировок бентоса бухты в разные годы являются достаточно высокими, что указывает на относительное постоянство основного состава её макрофауны.

Анализ разнообразия макрозообентоса в разные годы по экологическим индексам выявил большое сходство этих показателей для сообществ в 2004 и 2013 годы. Относительно низкие показатели индексов Шеннона (H') и Симпсона (1-Lambda) в 1990 году свидетельствуют о том, что сообщество в этот период было менее разнообразно, чем в последующие два периода (табл. 1). Видовое богатство по Маргалефу (d), рассчитанное для первого периода также было низкое. Однако выравненность (J') в 1990 году была выше, чем в 2004 и 2013 годы, в то время как степень доминирования (Lambda) достоверно не отличалась.

Пространственно-временные группировки макрозообентоса бухты. Проведенный анализ всего массива данных за 1990, 2004 и 2013 годы показал, что на уровне 24 % сходства все станции разбиваются на три основных кластера (A, B и C) и маргинальную группу (рис. 1). Состав основных кластеров указывает на их детерминированность годом исследований. Только в кластере A, представленном в основном станциями, выполненными в 1990 году (30 станций), отмечена одна станция иного (2013 год) периода исследования. В кластер B вошли 19 станций 2013 года, в кластер C – 21 станция 2004 года. В дальнейшем эти основные кластеры станций использованы при анализе многолетних изменений макрозообентоса бухты. Маргинальная группа из 15 станций, имеющая наименьший уровень обобщности, представлена материалом, собранным в 1990 году (11 станций) и 2004 году (4 станции) и из дальнейшего сравнительного анализа была исключена.

Таблица 1

Значения количественных показателей и экологических индексов сообщества
Chamelea gallina бухты Круглая в разные годы

Год	S	N, экз./м ²	B, г/м ²	J'	Lambda	1-Lambda	d	H'(log ₂)
1990	5±1	685±396	151,871±58,580 119,408±45,527	0,704±0,041	0,462±0,039	0,538±0,039	0,730±0,089	1,592±0,128
2004	31±10	5259±2119	38,5±27,1	0,488±0,04	0,399±0,046	0,601±0,046	3,603±0,228	2,41±0,214
2013	19±1	5900±2036	40,8±34,3	0,543±0,031	0,37±0,036	0,63±0,036	2,21±0,177	2,302±0,154

Примечание к таблице: S – среднее число видов на станции; индексы J' – выровненности Пиелоу, H' и «1-Lambda» – соответственно видового разнообразия Шеннона и Симпсона, d – видового богатства Маргалефа, «Lambda» – доминирования Симпсона; расчёт индексов выполнен на основе численности таксонов; для 1990 года над чертой приведена сырья биомасса с учетом мантиной жидкости двустворчатых моллюсков, под чертой (как и для 2004 и 2013 годов) – без ее учёта; для N и B приведены доверительные интервалы, в остальных случаях – ошибки средних.

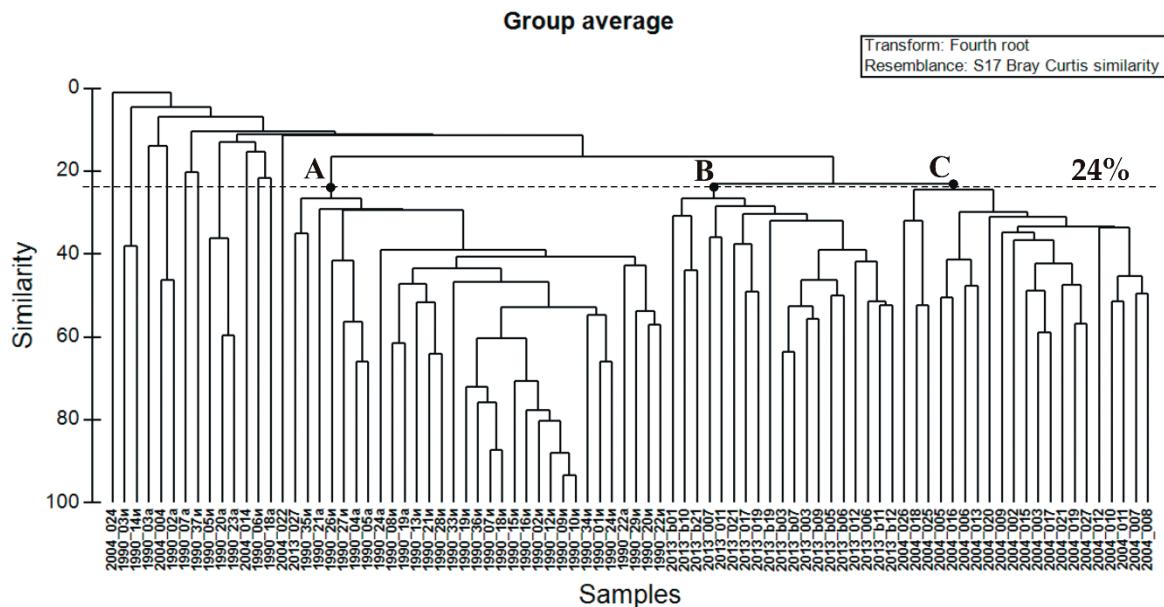


Рис. 1. Иерархическая кластеризация всех станций, выполненных в бухте Круглая в 1990, 2004 и 2013 годы

Достаточно высокий (76 %) уровень различий (рис. 1, 2) позволяет нам рассматривать кластеры А, В и С в качестве самостоятельных биоценотических группировок/комплексов макрообентоса.

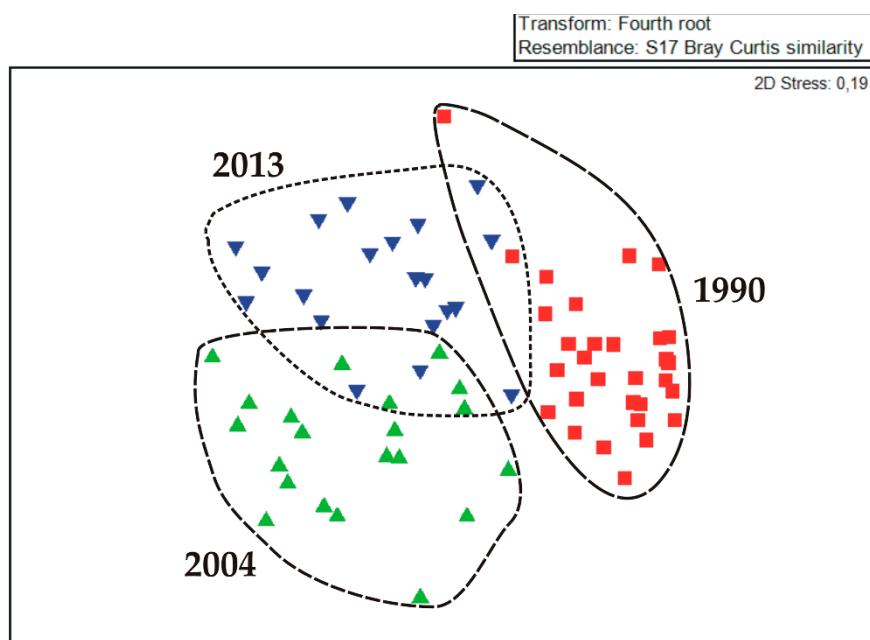


Рис. 2. Ординация станций, вошедших в кластеры А, В и С по годам

Согласно принципу биотической ординации по доминирующему виду относительно однородным комплексам станций может быть присвоено соответствующее биоценотическое название (Воробьев, 1949). Если принять в качестве значимости видов величину их индекса функционального обилия (ИФО), то оказывается, что донная макрофауна бухты в целом (кластеры станций А, В и С, рис. 2) представлена биоценозом *Chamelea gallina*; в каждом из выделенных кластеров наблюдается абсолютное доминирование этого вида (табл. 2)

Таблица 2

Виды, имеющие наибольший вклад в среднее сходство станций биоценотических группировок в 1990, 2004 и 2013 годы

Таксон	ИФО	$\bar{\beta}_i$	$\bar{\beta}_i/SD(\beta_i)$	$\bar{\beta}_i\%$	Cum.%
Комплекс 1990. Среднее внутрикомплексное сходство: 39,95					
<i>Chamelea gallina</i>					
<i>Tritia neritea</i> (Linnaeus, 1758)	156,68	37,98	1,46	96,26	96,26
<i>Gouldia minima</i> (Montagu, 1803)	4,83	0,32	0,20	0,81	97,06
<i>Diogenes pugilator</i> (Roux, 1829)	2,26	0,28	0,20	0,71	97,77
<i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntosh, 1869)	1,98	0,26	0,25	0,65	98,42
<i>Tritia pellucida</i> (Risso, 1826)	1,32	0,21	0,19	0,52	98,95
<i>Spisula subtruncata</i> (da Costa, 1778)	0,95	0,17	0,15	0,43	99,37
<i>Tellina donacina</i> (Linnaeus, 1758)	1,00	0,13	0,16	0,33	99,71
<i>Loripes orbiculatus</i> Poli, 1795	1,29	0,04	0,11	0,09	99,80
<i>Rissoa splendida</i> Eichwald, 1830	0,48	0,03	0,15	0,06	99,86
Комплекс 2004. Среднее внутрикомплексное сходство: 16,79					
<i>Protodorvillea kefersteini</i>	39,50	7,28	6,86	0,79	40,85
<i>Chamelea gallina</i>	5,14	4,85	0,43	28,88	69,73
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	2,14	1,43	0,41	8,50	78,23
<i>Diogenes pugilator</i>	0,32	0,85	0,31	5,04	83,28
<i>Schistomerigos rudolphi</i> (Delle Chiaje, 1828)	1,48	0,27	0,27	1,59	84,86
<i>Tricolia pullus</i> (Linnaeus, 1758)	0,35	0,21	0,25	1,24	86,10
<i>Centraloecetes dellavallei</i> (Stebbing, 1899)	0,34	0,17	0,49	1,22	87,33
<i>Oligochaeta g. spp.</i>	0,44	0,15	0,28	0,99	88,32
<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839	0,46	0,02	0,05	0,89	89,21
Комплекс 2013. Среднее внутрикомплексное сходство: 16,40					
<i>Gouldia minima</i>	31,15	13,14	4,31	0,51	26,36
<i>Chamelea gallina</i>	5,79	4,67	3,63	0,48	48,58
<i>Protodorvillea kefersteini</i>	1,75	3,24	0,89	19,82	68,39
<i>Cirrophorus harpagoneus</i> (Storch, 1967)	0,76	3,62	1,07	0,42	74,96
<i>Tellina donacina</i>	0,38	5,79	0,81	0,20	4,95
<i>Lucinella divaricata</i> (Linnaeus, 1758)	0,34	1,75	0,63	0,20	79,91
<i>Cryptosula pallasiana</i> (Moll, 1803)	0,34	0,76	0,61	0,49	83,77
<i>Micronephthys longicornis</i> (Perejaslavtseva, 1891)	0,34	0,38	0,24	0,26	3,76
<i>Spio decorata</i> Bobretzky, 1870	1,00	0,34	0,23	1,47	89,01
<i>Branchiostoma lanceolatum</i> (Pallas, 1774)	0,34	1,00	0,19	0,33	90,39
					91,52

Примечание к таблице. ИФО – среднее значение индекса функционального обилия; $\bar{\beta}_i$ – абсолютный и $\bar{\beta}_i\%$ – относительный вклад вида i в среднее сходство Брэя–Куртиса внутри комплекса; SD – стандартное отклонение.

Кроме абсолютных показателей развития видов другими важными экологическими критериями выделения относительно однородных группировок бентоса могут являться стабильность развития таксонов внутри выделенных комплексов станций ($\bar{\beta}_i/SD(\beta_i)$) и их вклад во внутрикомплексное сходство ($\bar{\beta}_i$ и $\bar{\beta}_i\%$). Полученные в этой связи результаты указывают на комплексообразующую роль и других (кроме руководящего вида) видов бентоса и на возможность присвоения выделенным биоценотическим комплексам следующих названий: кластер А, 1990 год – *Chamelea gallina*; кластер С, 2004 год – *Chamelea gallina* + *Protodorvillea kefersteini*; кластер В, 2013 год – *Chamelea gallina* + *Gouldia minima* + *Protodorvillea kefersteini*.

Оценка значимости видов по их индексу плотности (табл. 3) дало схожие с многомерным анализом (табл. 2) результаты: как по доминированию *Chamelea gallina* в трёх временных группировках, так и по возможности включения в состав значимых видов на правах субдоминантов соответственно *Protodorvillea kefersteini* (2003 и 2013 годы) и *Gouldia minima* (2013 год).

Таблица 3

Виды макрозообентоса, имеющие наибольшие значения ИП в бухте Круглая
в 1990, 2004 и 2013 годы

Таксон	ИП 1990	Таксон	ИП 2004	Таксон	ИП 2013
<i>Chamelea gallina</i>	151,46	<i>Chamelea gallina</i>	24,45	<i>Chamelea gallina</i>	21,22
<i>Tritia neritea</i>	1,45	<i>Protodorvillea kefersteini</i>	7,28	<i>Gouldia minima</i>	6,86
<i>Diogenes pugilator</i>	0,79	<i>Mytilaster lineatus</i>	4,16	<i>Protodorvillea kefersteini</i>	5,10
<i>Gouldia minima</i>	0,68	<i>Diogenes pugilator</i>	1,33	<i>Cirrophorus harpagoneus</i>	2,75
<i>Protodorvillea kefersteini</i>	0,57	<i>Cerastoderma glaucum</i>	0,67	<i>Tellina donacina</i>	2,47
<i>Spisula subtruncata</i>	0,23	<i>Loripes orbiculatus</i>	0,66	<i>Lucinella divaricata</i>	0,83
<i>Tritia pellucida</i>	0,22	<i>Tricolia pullus</i>	0,49	<i>Diogenes pugilator</i>	0,62

Результаты многомерной классификации донной макрофaуны б. Круглая на основе ИФО, а также оценка значимости видов по их индексу плотности, в целом соответствуют аналогичным данным по выделению биотических группировок бентоса (биоценозов) на основе биомассы доминирующего вида (Болтачева и др., 2022) (табл. 4).

Кривые рангового распределения видов на основе значений их ИП дают представление о длине видового ряда и его выравненности (рис. 3а). Следует обратить внимание на степень абсолютного и относительного доминирования *Ch. gallina*. В 1990 году ИП этого вида, даже с учетом методических ограничений (недоучет мелкоразмерных форм бентоса) достигал 183,3, тогда как в 2004 и 2013 годы соответственно 24,5 и 21,2, снизившись, соответственно в 7,7 и 8,6 раз (рис. 3б). При этом, на фоне общего снижения суммарных показателей ИП макрозообентоса, было отмечено резкое сокращение доминирования *Ch. gallina* по ИП с 97 % (от суммарных значений ИП для всего макрозообентоса в 1990 году) до 56 и 49 % (соответственно в 2004 и 2013 годы).

Отметим, что исключённая из основного анализа маргинальная группа станций, представленная в основном данными 1990 года (см. рис. 2), включает 49 таксонов. Эти станции расположены в основном в самой мелководной кутовой части бухты и у пляжной зоны. По ИП доминантами в данной группе выступают *Tricolia pullus* (0,40), *Diogenes pugilator* (0,37), *Cerastoderma glaucum* (0,35) и *Tritia neritea* (0,31).

В Сообщении II (Болтачева и др., 2022) на основании принципа станционного доминирования по биомассе было указано на развитие в бентосе бухты во все периоды исследования сообщества двусторчатого моллюска *Chamelea gallina*, однако с тенденцией ослабления его пространственного развития в 2000-е годы. Если в 1990 году сообщество *Chamelea gallina* занимало практически всю площадь рыхлых грунтов бухты, то в 2004 году бентос был представлен четырьмя основными сообществами (*Chamelea gallina*, *Mytilaster lineatus*, *Diogenes pugilator* и *Cerastoderma glaucum*), в 2013 году — тремя (*Chamelea gallina*, *Gouldia minima* и *Tellina donacina*). Представляет интерес анализ изменений количественных показателей макрозообентоса бухты в эти годы.

Следует отметить, что первые фаунистические исследования бухты Круглая были проведены еще в начале прошлого века. Они показали, что в бентосе на выходе из бухты на

Таблица 4

Виды-доминанты в бентосе рыхлых грунтов бухты Круглой на основе
разных показателей их выделения

Год	Оцениваемый параметр развития вида		
	Биомасса	ИФО	ИП
	*Биоценоз / число станций	Комплекс А / 30 станций	
1990	<i>Chamelea gallina</i> / 30	<i>Chamelea gallina</i> (156,68) <i>Tritia neritea</i> (4,83) <i>Gouldia minima</i> (2,26) <i>Diogenes pugilator</i> (1,98)	<i>Chamelea gallina</i> (151,46) <i>Tritia neritea</i> (1,45) <i>Diogenes pugilator</i> (0,79) <i>Gouldia minima</i> (0,98)
2004	<i>Chamelea gallina</i> / 9 <i>Mytilaster lineatus</i> / 5 <i>Diogenes pugilator</i> / 3 <i>Cerastoderma glaucum</i> / 2	Комплекс С / 21 станция	
		<i>Chamelea gallina</i> (39,5) <i>Protodorvillea kefersteini</i> (7,28) <i>Mytilaster lineatus</i> (5,14) <i>Diogenes pugilator</i> (2,14)	<i>Chamelea gallina</i> (24,45) <i>Protodorvillea kefersteini</i> (7,28) <i>Mytilaster lineatus</i> (4,16) <i>Diogenes pugilator</i> (1,33) <i>Cerastoderma glaucum</i> (0,67)
2013	<i>Chamelea gallina</i> / 8 <i>Gouldia minima</i> / 3 <i>Tellina donacina</i> / 2	Комплекс В / 19 станций	
		<i>Chamelea gallina</i> (31,15) <i>Gouldia minima</i> (13,14) <i>Tellina donacina</i> (5,79) <i>Protodorvillea kefersteini</i> (4,67) <i>Cirrophorus harpagoneus</i> (3,62)	<i>Chamelea gallina</i> (21,22) <i>Gouldia minima</i> (6,86) <i>Protodorvillea kefersteini</i> (5,10) <i>Cirrophorus harpagoneus</i> (2,75) <i>Tellina donacina</i> (2,47)

Примечание к таблице. После косой черты указано количество станций, приходящихся на соответствующий биоценоз или биоценотический комплекс; в круглых скобках представлены значения соответствующих переменных; * – из (Болтачева и др., 2022).

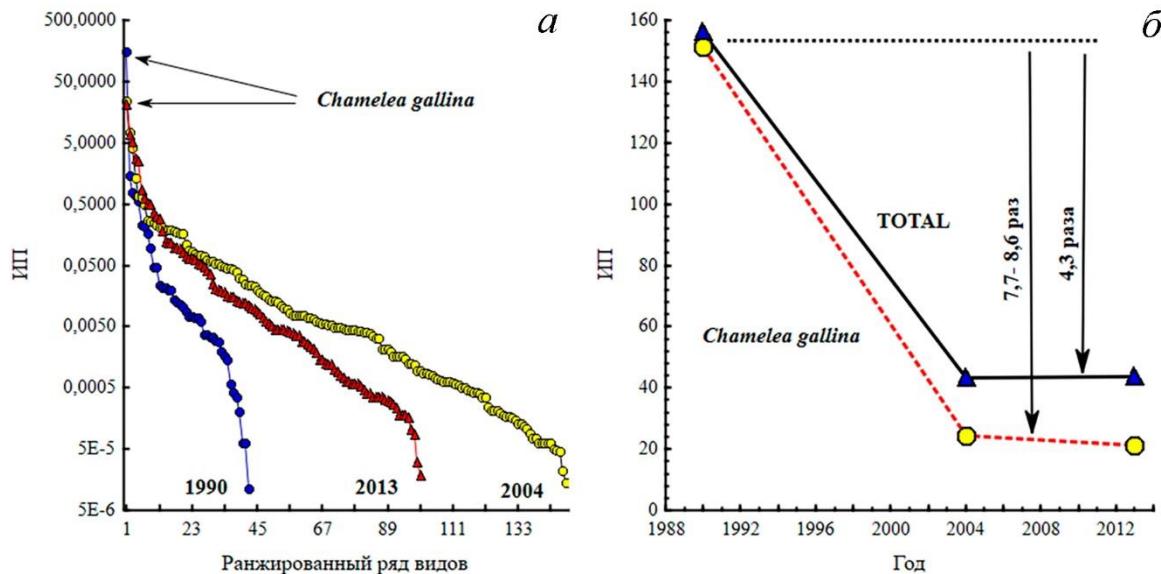


Рис. 3. Кривые рангового распределения видов макрообентоса бухты Круглая по индексу плотности (ИП) в разные годы (а) и многолетние тренды ИП *Chamelea gallina* и макрообентоса в целом (TOTAL) (б)

глубине 5–27 м на крупном песке из битой ракушки присутствовали виды, отнесённые С. А. Зерновым (1913) к комплексу «амфиоксусного песка». Его характерными представителями были ланцетник *Branchiostoma lanceolatum* (ранее *Amphioxus*), полихеты *Ophelia limacina* (Rathke, 1843), *Polygordius neapolitanus* Fraipont, 1887 и двустворчатый

моллюск *Gouldia minima*. Эти виды сохранили своё присутствие в составе современной фауны бухты (рис. 4). Ланцетник в настоящее время включён в Красную Книгу города Севастополя (Красная книга..., 2018).

Численность и биомасса. Количественные показатели развития макрозообентоса в 2004 и 2013 годы близки (табл. 3). В отличие от этого, в 1990 году отмечена более чем в 7 раз низкая численность, что, связано с методическими особенностями обработки материала, при которых недоучитывались мелкие формы бентоса. В отличие от параметра численности, для биомассы указанные различия в методике, как правило, не столь существенны, поскольку речь идёт о наиболее лёгкой фракции макрозообентоса. В нашем случае, даже при указанном недоучёте, биомасса макрозообентоса в 1990 году была выше аналогичных параметров 2004 и 2013 года соответственно в 3,1 и 2,9 раз.

Использование литературных данных (Миловидова, 1975; Миловидова, Алемов, 1992; Миронов и др.. 2003; Алемов, 2025) позволило расширить временной ряд наблюдений за бентосом бухты (рис. 5). На более чем сорокалетнем временном интервале отмечено увеличение общей биомассы макрозообентоса в конце 1980-х – начале 1990-х годов, обусловленное развитием двустворчатого моллюска *Ch. gallina*. Его биомасса в 1988 году была в 8 раз больше, чем в 1970-е годы и до середины 1990-х годов колебалась в пределах 97–142 г/м². Начиная со второй половины 1990-х биомасса *Ch. gallina* в бухте снизилась, и в 2004, 2013 годы оставалась на уровне 1970-х годов.

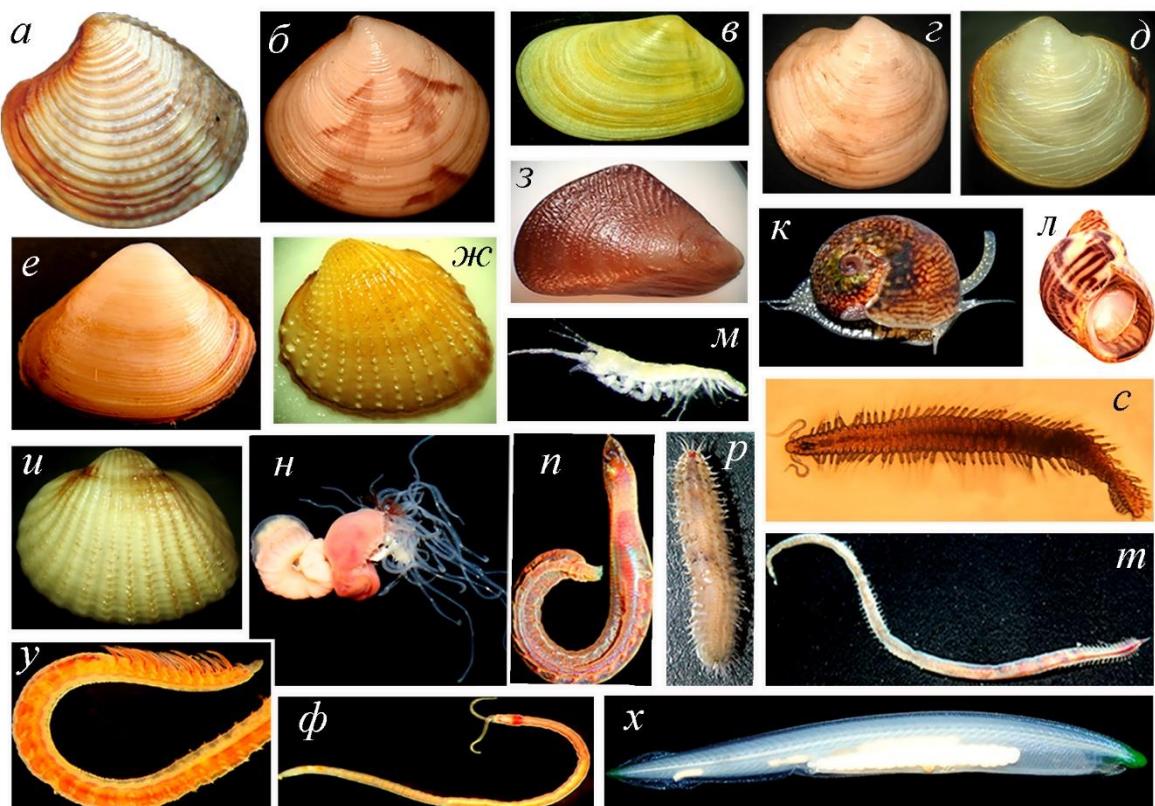


Рис. 4. Некоторые характерные виды макрозообентоса бухты Круглая
Chamelea gallina (а), *Gouldia minima* (б), *Tellina donacina* (в), *Loripes orbicularis* (г), *Lucinella divaricata* (д), *Spisula subtruncata* (е), *Parvicardium exiguum* (жс), *Mytilaster lineatus* (з), *Cerastoderma glaucum* (у), *Tritia neritea* (к), *Tricolia pullus* (л), *Centraloecetes dellavallei* (м), *Amphitritides gracilis* (н), *Ophelia limacina* (п), *Harmothoe* sp. (ф), *Protodrilus kefersteini* (с), *Glycera tridactyla* (т), *Aonides paucibranchiata* (ю), *Protodrilus flavocapitatus* (ф), *Branchiostoma lanceolatum* (х). Авторы фото: Н. К. Ревков (а–и, л), А.А. Надольный (к, м–х)

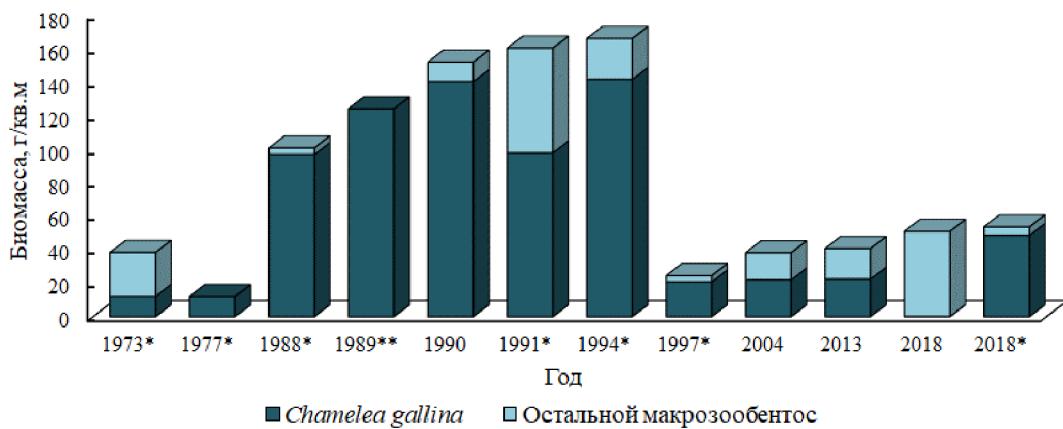


Рис. 5. Многолетняя динамика средней биомассы макрозообентоса, включая *Chamelea gallina*, в бухте Круглая по данным из разных источников

1973*, 1977*, 1988*, 1991*, 1994*, 1997*, 2018* годы – из Миловидова, 1975, Миловидова, Алемов, 1992, Миронов и др., 2003, Алемов, 2025; 1989** год – из Гордеева и др., 1992; 1990, 2004, 2013 и 2018 годы – наши данные; для 1977 и 1989 годов приведена только биомасса *Chamelea gallina*.

К сожалению, после 2013 года мы имеем пока не опубликованные данные только для устьевой глубоководной (глубина 15 м) части бухты. В 2018 году средние значения биомассы макрозообентоса для десяти станций, выполненных в этом районе, составляли 52,4 г/м², что вполне сопоставимо с данными 2004 и 2013 годов. При этом доминирующим видом был *G. minima*, его биомасса – 19,7 г/м², а биомасса *Ch. gallina* – 0,17 г/м². Следует отметить, что в 1990 году в этой части бухты биомасса макрозообентоса достигала 178,8 г/м², а доля хамелея составляла 81 %. Для 2018 года опубликованы также данные по бентосу на четырех станциях в центральной части бухты, где значения средней биомасса макрозообентоса – 53,55 г/м² – сходны с нашими данными, однако масса доминирующего *Ch. gallina* составляла 90,7 % общей биомассы бентоса (Алемов, 2025).

Сходный характер многолетней динамики биомассы макрозообентоса в течение последних сорока лет был отмечен в биотопе рыхлых грунтов на глубине до 25–30 м у открытых берегов южного и юго-восточного Крыма (Мазлумян и др., 2004, 2009; Ревков, 2009, 2011). Здесь устойчивое увеличение биомассы зообентоса в 1980–1990-х годах прошлого века авторы связывали с повышением эвтрофирования вод Чёрного моря. По мнению авторов, органическое обогащение придонных вод привело к снятию верхних порогов трофического лимитирования в развитии зообентоса. Как и в планктоне, где чрезмерное поступление биогенных элементов приводит к «цветению» толщи воды или массовому развитию отдельных форм микроводорослей, так и в бентосе, последствием избытка доступной пищи стало массовое развитие отдельных форм потребителей этой органики. В условиях Чёрного моря доминирующим (по биомассе) компонентом подавляющего большинства биоценозов являются двустворчатые моллюски-фильтраторы (Киселева, 1981). Формируемые ими (*Mytilus galloprovincialis*, *Chamelea gallina*, *Modiolula phaseolina*) биофильтрационные пояса изначально являются важными компонентами черноморской экосистемы, удерживающими её в состоянии экологического равновесия. Ответом на повышение степени эвтрофирования вод должна была стать реакция этих биофильтрационных поясов, выразившаяся в их структурно-функциональной перестройке. Однако снятие лимитов обеспеченности пищей для многих из фильтраторов оказалось неоднозначным. Так исследования макрозообентоса Юго-Западного Крыма показало наличие в 1980-е – 1990-е годы возрастания средних продукционных показателей зообентоса в верхних (биоценоз *Ch. gallina*, глубина 13–25 м) и снижение – в нижних (зона мидиевых и фазеолиновых илов, глубина 26–110 м) горизонтах шельфа (Ревков, 2003). Наряду с исключительным усилением развития *Ch. gallina*, было отмечено снижение в

показателях количественного развития у *Spisula subtruncata*, *Polititapes aurea*, иловой мидии *Mytilus galloprovincialis* и *Modiolula phaseolina*.

Положительную реакцию *Ch. gallina* на эвтрофирование хорошо иллюстрирует специальное исследование развития макрозообентоса в районе выпуска сточных вод у западного побережья Крыма (близ пос. Любимовка) (Ревков и др., 1999). Выпуск содержал очищенные хозяйствственно-бытовые воды, в состав которых входили: взвесь в концентрации 6,1–8,0 мг/л, органические вещества 2 мг/л, а также фосфаты, аммонийный азот, нефтепродукты, медь, железо, сульфаты и хлориды. На глубине 10 м в 15 м от оголовка канализационного выпуска биомасса *Ch. gallina* была более чем в 7 раз выше, чем средние величины для биоценоза хамелеи у берегов Крыма, которые обычно не превышали 200–300 г/м² (Киселева, 1981). По мере удаления от оголовка сброса биомасса и доминирование *Ch. gallina* снижалась соответственно с 2293 г/м² и 86 % (от общей биомассы макрозообентоса) до 717 г/м² и 62 %.

Последующий процесс «де-эвтрофикации» бассейна (Заика, 2011; Юнев и др., 2019) привел к возвращению показателей количественного развития бентоса к уровню середины прошлого столетия (Ревков, 2011; Болтачева и др., 2015; Болтачева, Заика, 2018).

Размерная структура популяции *Chamelea gallina*. В бухте Круглая в период с 1990 до 2013 год отмечено уменьшение среднепопуляционных размеров *Ch. gallina* (рис. 6). При использовании имеющихся размерно-возрастных соотношений для *Ch. gallina* в бухте Круглой (Boltacheva, Mazlymutap, 2003) оказывается, что в выборке 1990 года присутствовали моллюски практически максимального (для Чёрного моря) возраста 8–9 лет (до 27 мм). В 2004 году максимальный возраст моллюсков можно оценить в 4–5 лет (до 21 мм), в 2013 году – 2 года (до 14 мм).

Динамика биомассы двустворчатых моллюсков. Динамика биомассы других двустворчатых моллюсков оказалась противоположной динамике биомассы хамелеи. Так если биомасса двустворок, за исключением хамелеи, в 1990 году была 3,65 г/м² (2,5 % общей биомассы бентоса), то в 2004 году она составляла 10,25 г/м² (26,9 %), а в 2013 – 11,72 г/м² (28,7 %). Субдоминантом среди двустворок во все периоды являлась *Gouldia minima*, а в 2013 году она вошла в число руководящих, при этом также возросла роль вида *Lucinella divaricata*, не отмеченного в 1990 году.

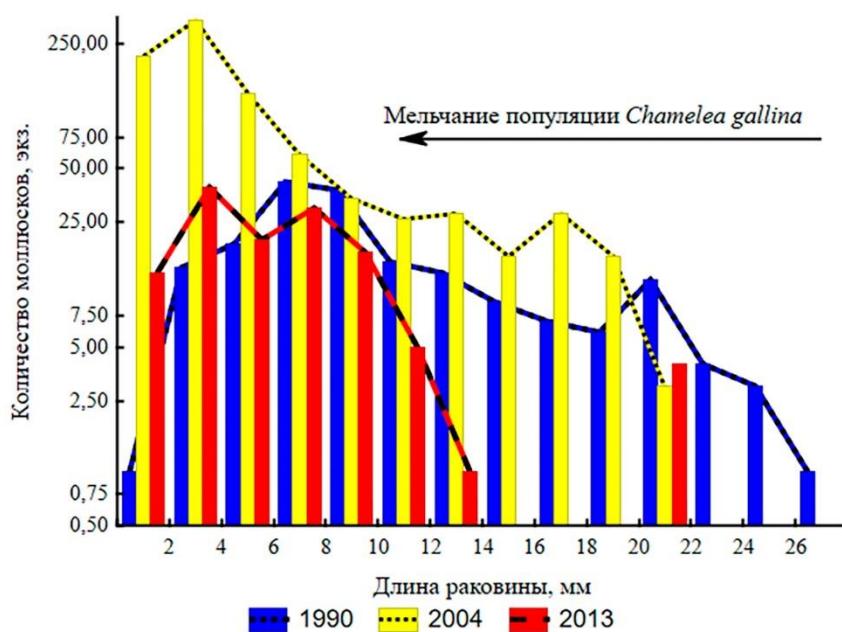


Рис. 6. Размерная структура популяции *Chamelea gallina* в бухте Круглая в разные годы

В упоминавшемся выше исследовании распределения макрообентоса в районе выпуска сточных вод у западных берегов Крыма (Ревков и др., 1999) помимо *Ch. gallina* было рассмотрено распределение других двустворчатых моллюсков – *G. minima*, *L. divaricata* и *P. rudis*. В отличие от хамелеи, у этих видов по мере удаления от оголовка сброса наблюдалось увеличение плотности поселения. На основании этих данных авторы пришли к заключению, что *G. minima*, *L. divaricata* и *P. rudis* более чувствительны, чем *Ch. gallina*, к повышенному содержанию в воде органических соединений, то есть, демонстрируют отрицательную реакцию на действие источника эвтрофирования. Возможно, именно это и объясняет относительно низкие количественные показатели *G. minima* и *L. divaricata* в бухте Круглой на пике эвтрофирования черноморского бассейна в 1990 году.

Сходная направленность динамики обилия разных двустворчатых моллюсков в течение последних 30–40 лет была показана для биоценоза рыхлых грунтов Юго-Восточного Крыма (Болтачева, Заика, 2018). Пику количественного развития *Ch. gallina*, приходящемуся на 1990-е годы, соответствовало снижение количественных показателей других двустворчатых моллюсков – *G. minima* и *L. divaricata*.

Таким образом, вспышка количественного развития бентоса в бухте Круглая в конце 1980-х – начале 1990-х годов произошла, в основном, за счет доминирующего вида *Ch. gallina*, а в 2004 году количественные показатели этого вида, и сообщества в целом, вернулись к уровню 1970-х годов, и продолжали оставаться таковыми до 2018 года.

Согласно материалам количественного учета донной фауны в устьевой части бухты в 1912 году, самым «обильным» из моллюсков в бентосе данного района была *G. minima*, на втором месте – *L. divaricata*; *Ch. gallina* присутствовала в небольшом количестве (Зернов, 1913; Милашевич, 1916). К 1980-м годам, согласно нашим данным, лидирующие позиции в бентосе данного района переходят к *Ch. gallina*, а в 2018 году – снова, как и век назад, к *G. minima*. В целом, в современных сборах обнаружен практически весь набор видов моллюсков, отмеченный в бухте в начале прошлого века (Ревков и др., 2006; Болтачева и др., 2022).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ многолетних изменений макрообентоса рыхлых грунтов бухты Круглая с 1990 по 2013 годы показал, что на протяжении указанного 23-летнего периода основным сообществом бухты являлось сообщество двустворчатого моллюска *Ch. gallina*, однако его состав и структура претерпевали изменения. Отмечено снижение биомассы *Ch. gallina* и макрообентоса в целом, уменьшение среднепопуляционных размеров *Ch. gallina*, а также значительное снижение степени ее доминирования в бентосе. В 1990 году биомасса *Ch. gallina* составляла 136,9 г/м² (90 % биомассы всего сообщества), в 2004 году – 22 г/м² (57 %) и в 2013 году – 22,5 г/м² (55 %).

Привлечение данных более ранних исследований (с 1973 года) дало возможность более точно определиться со временем начала формирования многолетнего пика биомассы зообентоса бухты. Его формирование пришлось на конец 1980-х – начало 1990-х годов и совпало по времени с пиком эвтрофирования черноморского бассейна. Имеющиеся данные указывают, что основным эволюционирующим видом в песчаном биотопе бухты, определившим общую картину ответной реакции макрообентоса (за счёт массового развития и превалирования биомассы) являлась *Ch. gallina*. В настоящее время показатели количественного развития макрообентоса в биотопе рыхлых грунтов бухты фактически вернулись к уровню 1970-х годов. Отмеченные закономерности многолетней динамики бентоса в песчаном биотопе бухты Круглая в целом соответствуют общей картине адаптивных эволюционных изменений зообентоса у берегов Крыма на этапе эвтрофирования черноморского бассейна во второй половине XX века.

Несмотря на высокий антропогенный пресс, сообщество макрообентоса в б. Круглая имеет высокие показатели видового богатства и разнообразия. Здесь сохраняется комплекс видов (*Ophelia limacina*, *Polygordius neapolitanus*, *Gouldia minima*, *Branchiostoma lanceolatum*),

характерных для уникального биотопа так называемого «камфиокусного песка», известного для этой бухты с 1913 года. Из них последний отнесен к охраняемым краснокнижным видам города Севастополя.

Благодарности. Авторы выражают большую признательность А. С. Повчуну за любезно предоставленные первичные материалы бентосных съемок 1989–1990 годов, В. А. Тимофееву за участие в сборе материала. Г. А. Добротиной за помощь при разборке материала и определение мшанок.

Работа выполнена в рамках госзадания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения» №124022400148-4.

Список литературы

- Алемов С. В. Макрообентос бухты Круглая (Крым, Черное море) во второй декаде XXI века // Водные биоресурсы и среда обитания. – 2025. – Т. 8, № 1. – С. 41–54. https://doi.org/10.47921/2619-1024_2025_8_1_41
- Болтачева Н. А., Заика В. Е. Моллюски *Chamelea gallina* и *Mytilus galloprovincialis* верхней сублиторали: многолетние изменения // Биология Черного моря у берегов Юго-Восточного Крыма / [Под ред. Н. С. Костенко]. Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. – С. 87–96. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5150>
- Болтачева Н. А., Ковалёва М. А., Макаров М. В., Бондаренко Л. В. Многолетние изменения макрофлоры скал в зоне верхней сублиторали у Карадага (Чёрное море) // 100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского: сб. науч. тр. / [Ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова]. – Симферополь. – 2015. – С. 530–548. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/549>
- Болтачева Н. А., Ревков Н. К., Бондаренко Л. В., Макаров М. В., Надольный А. А. Донная фауна бухты Круглой (Чёрное море, Крым). Сообщение II. Таксономический состав и количественное развитие макрообентоса рыхлых грунтов // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – Природного заповедника РАН. – 2022. – № 2 (22). – С. 3–22. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/11934>
- Болтачева Н. А., Ревков Н. К. Донная фауна бухты Круглая (Черное море, Крым). Сообщение III: Сезонные изменения макрообентоса рыхлых грунтов // Биоразнообразие и устойчивое развитие. – 2023. – Т. 8, № 4. – С. 3–19. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/13936>
- Бондарев И. П. Динамика руководящих видов современных фаций Чёрного моря // Геология и полезные ископаемые Мирового океана. – 2013. – № 3. – С. 78–93.
- Боробей В. П. Бентос Азовского моря // Труды Азово-Черноморского научно-исследовательского морского рыбного хозяйства и океанографии. – Симферополь: Крымиздат. 1949. – Вып. 13. – С. 5–195.
- Гордеева И. К., Лежнев И. В., Горолович К. Бентос севастопольской бухты Омега. – Севастополь. – 1992. – 41 с. – Деп. в ВИНИТИ, № 1265-Б92.
- Заика В. Е. Де-эвтрофикация Чёрного моря и влияние климатических осцилляций // Состояние экосистем Чёрного и Азовского морей в условиях антропогенного воздействия: Сборник статей, посвященный 90-летию Новороссийской морской биологической станции им. профессора В. М. Арнольди. – Краснодар. – 2011. – С. 88–93.
- Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря. – С.-Петербург. – 1913. – 280 с. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1951>
- Киселева М. И. Бентос рыхлых грунтов Черного моря. – Киев: Наук. Думка, 1981. – 165 с. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/8133>
- Красная книга города Севастополя / [Ред. И. В. Довгаль, В. В. Корженевский]. – Калининград; Севастополь: ИД «РОСТ-ДОАФК», 2018. – 432 с.
- Мазлумян С. А., Болтачева Н. А., Колесникова Е. А. Анализ долговременных изменений разнообразия бентоса в бухте Лисья (юго-восточное побережье Крыма) // Морской экологический журнал. – 2004. – Т. 3, № 1. – С. 59–72. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/735>
- Мазлумян С. А., Болтачева Н. А., Ревков Н. К. Анализ изменения разнообразия бентоса в биотопе песка в акватории Карадагского природного заповедника (юго-восточное побережье Крыма) // Карадаг – 2009: Сборник научных трудов, посвящённый 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины / [Ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова]. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 382–400. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/500>
- Макаров М. В., Бондаренко Л. В., Копий В. Г. Донная фауна бухты Круглой (Чёрное море, Крым). Сообщение I. Эпифиты макрофитов // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – Природного заповедника РАН. – 2022. – № 1 (21). – С. 11–26. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/11726>
- Милашевич К. О. Моллюски русских морей. Моллюски Черного и Азовского морей // Фауна России и сопредельных стран. – Петроград. – 1916. – 312 с. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/14189>

- Миловидова Н. Ю. Изменение донных биоценозов Севастопольских бухт за период с 1913 по 1973 гг. // Биология моря. – 1975. – Вып. 35. – С. 117–124. <https://rest.marine-research.ru/api/core/bitstreams/347ce214-ada1-4e0c-824d-72713783d380/content>
- Миловидова Н. Ю., Алемов С. В. Зообентос мягких грунтов Севастопольских бухт и прилегающих районов // Молисмология Черного моря. – Киев: Наук. Думка, 1992. – С. 263–281.
- Миронов О. Г., Кирюхина Л. Н., Алемов С. В. Санитарно-биологические аспекты экологии севастопольских бухт в 20 веке. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – 185 с. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1466>
- Ревков Н. К. Многолетние изменения зообентоса рыхлых грунтов в районе юго-западного Крыма // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 222–228. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1467>
- Ревков Н. К. Некоторые замечания по составу и многолетней динамике фауны моллюсков рыхлых грунтов юго-восточного Крыма (Черное море) // Карадаг – 2009: сборник науч. тр. посвящ. 95-летию Карадагской науч. станции и 30-летию Карадаг. природного заповедника НАН Украины. – Севастополь. – 2009. – С. 251–261. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/487>
- Ревков Н. К. Количественное развитие макрообентоса и его многолетняя динамика // Промысловы биоресурсы Черного и Азовского морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 144–152. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1363>
- Ревков Н. К., Валовая Н. А., Колесникова Е. А. Николаенко Т. В., Шаляпин В. К. К вопросу о реакции черноморского макрообентоса на эвтрофирование // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – Севастополь. – 1999. – С. 199–212. <https://www.researchgate.net/publication/265397117>
- Ревков Н. К., Макаров М. В., Копий В. Г. Таксоцен моллюсков бухты Круглой (Крым, Чёрное море) // Еколо-функциональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків. їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища: Збірник наукових праць. – 2-й вип. – Житомир: Вд-во ЖДУ ім. І. Франка, 2006. – С. 239–243.
- Ревков Н. К., Тимофеев В. А., Лисицкая Е. В. Состав и сезонная динамика макрообентоса локального биотического комплекса *Chamelea gallina* (Западный Крым, Чёрное море) // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – № 11 (30). – С. 247–259. <https://ekosystems.cfuv.ru/wp-content/uploads/2016/11/032revkov.pdf>
- Ревков Н. К., Болтачева Н. А. Восстановление биоценоза черноморского гребешка *Flexopecten glaber* (Bivalvia: Pectinidae) у берегов Крыма (район Ласпи) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. – 2022. – № 4. – С. 90–103. <https://ecological-safety.ru/static/assets/files/2022/04/20220407.pdf>
- Юнев О. А., Коновалов С. К., Великова В. Антропогенная эвтрофикация в пелагической зоне Черного моря: долговременные тренды, механизмы, последствия. – М.: Изд-во ГЕОС, 2019. – 164 с. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/7989>
- Boltacheva N. A., Mazlymyan S. A. The Growth and Longevity of *Chamelea gallina* (Mollusca. Veneridae) in the Black Sea // Vestnik zoologii. – 2003. – Т. 37, N 3. – P. 71–74. <https://www.academia.edu/>
- Carr M. R. Primer User Manual. Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research // Plymouth Marine Laboratory. – 1997. – Chapter 4. – P. 1–27.
- Chatfield C., Collins A. J. Introduction to multivariate analysis. – London: Chapman & Hall Publ., 1980. – 329 p.

Revkov N. K., Boltachova N. A. Benthic Fauna of the Kruglaya Bay (Black Sea, Crimea). Part IV. Long-term Changes // Ekosistemy. 2025. Iss. 43. P. 20–33.

Kruglaya Bay, located within the city of Sevastopol, has a historically established primary function as a recreational area. This necessitates ongoing monitoring the status of the ecological resources of the bay itself and trends in their change. The causes of change can be varied and dependent on both local and large scale regional factors. Comprehensive understanding of these drivers is important for taking appropriate conservation measures. The data available in the literature sources indicate that the ecological crisis of the Black Sea basin, associated with its hypereutrophication (disturbance of the production-destructive balance in the direction of organic matter accumulation) at the turn of 1980–1990s resulted in increased zoobenthos biomass near the Crimean coast due to the development of certain groups of filter-feeders. Was a similar response of zoobenthos to the large-scale eutrophication of the Black Sea in the second half of the 20th century recorded in Kruglaya Bay, and if so, what are its peculiarities? These questions form the basis of this study. Its purpose was to analyze the structure of macrozoobenthos in Kruglaya Bay and its long-term changes based on the results of benthic surveys in 1990, 2004 and 2013; data from earlier literature sources were also used. The findings reveal that the highest macrozoobenthos biomass values of the bay were recorded in 1990 ($151.9 \pm 58.58 \text{ g/m}^2$). A psammophilic community dominated by the bivalve *Chamelea gallina* was recorded in the macrozoobenthos during all periods of the study, but its composition and structure underwent changes. Throughout all three study periods (1990, 2004 and 2013) 31 common species and higher taxa were consistently identified within the *Ch. gallina* community, and the level of interannual similarity of macrofaunal composition did not exceed 25 %. The highest biomass of the community and the degree of dominance of *Ch. gallina* in it were recorded in 1990 – 136.9 g/m^2 and 92 %, respectively. In 2004 and 2013, similar parameters were significantly lower at 22 g/m^2 , 57% and 22.5 g/m^2 , 55 % respectively. Incorporating data from studies in 1973–1989 revealed that Kruglaya Bay experienced significant increase of macrozoobenthos biomass in the late 1980s and early 1990s. This corresponds to similar processes in the same period in other parts of the Crimean coast of the Black Sea, and was a response of the bay ecosystem to increased organic input to the water area. Similar to processes observed in open coastal areas of Crimea, the primary species driving the increase in macrozoobenthos biomass during this period was the psammophilous filter-feeder bivalve *Ch. gallina*. Starting from the late 1990s, a quasi-stabilisation of the main quantitative indicators of the bay's macrozoobenthos was observed, approaching pre-crisis levels characteristic of the Black Sea ecosystem prior to the 1980s. The benthic assemblage characteristic of the so-called “amphioxus sand” biotope, known in this bay since 1913, remains preserved.

Key words: macrozoobenthos, long-term changes, *Chamelea gallina*, Black Sea.

Поступила в редакцию 02.05.25
Принята к печати 16.06.25